

UNIVERZITA KARLOVA

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Vjačeslav Jačmeněv

Význam UV pro vážky (Odonata)

Importance of UV perception for dragonflies (Odonata)

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Martin Černý, Ph.D.

Praha, 2019

Poděkování

Chtěl bych poděkovat svému vedoucímu školiteli RNDr. Martinu Černému, Ph.D. za cenné rady, ochotu a čas, který mi v průběhu zpracování práce věnoval. Dále bych chtěl poděkovat Michaelae Smejkalové a své rodině a přátelům za podporu jak při vzniku této práce, tak i během mého studia.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze 10. 5. 2019

.....

Vjačeslav Jačmeněv

Abstrakt

Již dlouho je známo, že někteří živočichové dokážou vnímat záření o jiných vlnových délkách, než vnímáme my lidé. U vážek byla citlivost k UV záření prokázána už v sedmdesátých letech minulého století, avšak teprve nedávná studie u nich odhalila mimořádnou rozmanitost genů pro specifické fotoreceptorické bílkoviny, zvané opsiny, včetně opsinu citlivého na UV záření. Zároveň některé vážky mají na těle a křídlech zbarvení, které je schopno odrážet UV záření v nezměněné vlnové délce – UV reflektance. O využití UV v životě vážek se ví velmi málo. Má práce shrnuje dosavadní poznatky o významu UV pro vážky se zaměřením na mezidruhovou a vnitrodruhovou komunikaci.

Klíčová slova: UV záření, vážky, hmyz, UV reflektance

Abstract

It has long been known that some animals are able to perceive radiation at other wavelengths than perceive we humans. In dragonflies, UV sensitivity has been demonstrated in the 1974, however a recent study has unveiled an extraordinary diversity of genes of specific photoreceptor proteins known as opsins, including UV-sensitive opsin. In addition some dragonflies have coloration on their body and wings, which can reflect UV radiation at unchanged wavelength – UV reflectance. Very little is known about the use of UV in dragonfly life. My thesis summarizes the current knowledge of the importance of UV for dragonflies, focusing on interspecific and intraspecific communication.

Key words: UV radiation, Dragonflies, Insects, UV reflectance

Obsah

1	Úvod.....	1
2	UV záření	2
3	Historie výzkumů využití UV živočichy	4
4	Řád Odonata.....	6
4.1	Anisoptera	6
4.2	Zygoptera.....	7
5	Senzorické schopnosti vážek	8
5.1	Složené oči a ocelli.....	8
5.2	Percepce UV záření	10
6	Zbarvení vážek.....	11
7	Využití UV vážkami	14
7.1	Navigace.....	14
7.2	Krypse	14
7.3	Termoregulace.....	15
7.4	Ochrana proti UV záření	15
7.5	Interspecifická komunikace.....	16
7.6	Intraspecifická komunikace.....	16
7.6.1	Interakce samce se samicí	17
7.6.2	Interakce mezi samci	18
8	Závěr	20
9	Seznam literatury	21

1 Úvod

Všichni živočichové jsou závislí na svých smyslech. Smyslovým vnímáním získávají informace o okolním prostředí. Vážky jsou vizuální predátoři, tudíž zrak je pro ně nejvýznamnějším smyslem. Pomocí náramně vyvinutého zraku dokážou vážky velice efektivně lovit svou kořist, vyhledávat vhodná stanoviště, pátrat ve svých teritoriích po partnerech k rozmnožování, nebo konkurentech. V nedávné době byla u vážek prokázána přítomnost genů pro celou řadu opsinů (světlo absorbujících proteinů) včetně opsinu citlivého na záření v UV spektru, ale o využití UV vážkami se ví velmi málo. Lidské oko je k UV záření necitlivé, avšak o citlivosti hmyzu k záření o vlnové délce pod 400 nm je známo již dlouho. Poprvé tento fenomén popsal John Lubbock (1882) ve svém pokusu s mravenci. Postupem času byla citlivost k UV záření prokázána u mnoha živočichů od hmyzu a jiných členovců (Mazokhin-Porshnyakov, 1969; Pope a Hinton, 1977), přes ptáky (Wright, 1972) až po ryby (Losey a kol., 1999), plazy (Stoehr a McGraw, 2001) a savce (Jacobs a kol., 1991).

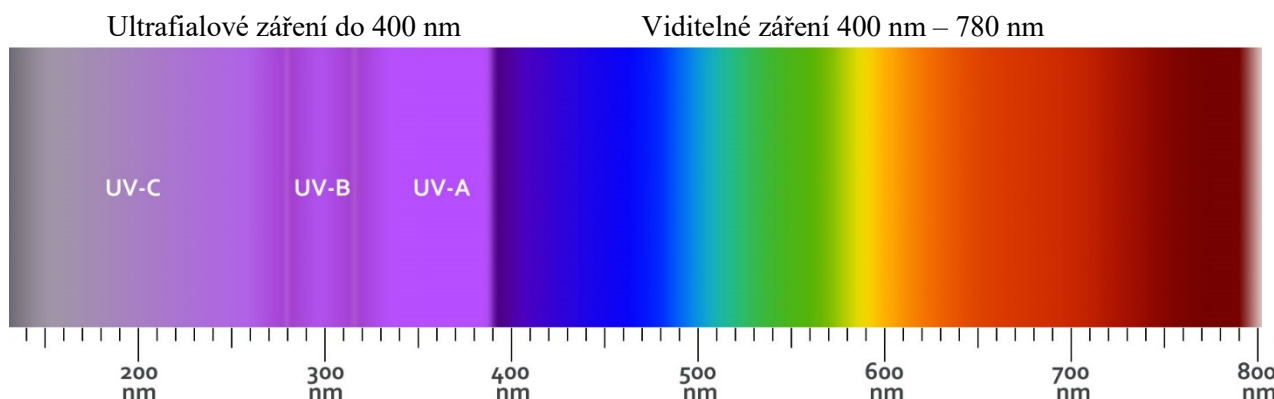
Oblastí zájmu této bakalářské práce je ultrafialové záření, jakožto prvek ovlivňující život skupiny Odonata (vážky), schopnost vážek vnímat UV záření a struktury na tělech a křídlech vážek, které UV záření odráží. Hlavními tématy této práce je zmapování možných způsobů využití vnímání UV záření u vážek a objasnění funkcí, které plní UV reflektantní struktury vážek se zaměřením na interspecifickou a intraspecifickou komunikaci.

Vzhledem k tomu, že na toto téma zatím nebyla zpracována žádná komplexní práce, rád bych v této bakalářské práci, poskytl formou literární rešerše ucelené informace o všech doposud známých možnostech využití UV vážkami.

Ve své práci shrnu milníky v historii objevů využití UV záření živočichy, se zaměřením na vážky a jiný hmyz. Krátce představím řád Odonata a popíšu rozdíly mezi dvěma hlavními podřády Anisoptera a Zygoptera. Popíšu vizuální schopnosti vážek, jejich složené oko, schopnost vnímat UV záření a typy jejich UV reflektantního zbarvení. Následně se budu věnovat konkrétním příkladům, jak vážky a jim podobný hmyz ovlivňuje UV záření, a jak vážky mohou UV záření využívat.

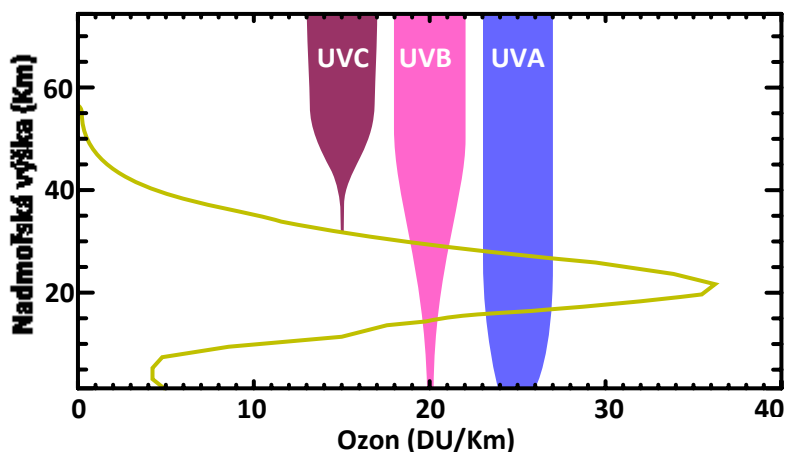
2 UV záření

Ultrafialové, zkráceně UV (z anglického ultraviolet) záření je součást elektromagnetického záření, které se považuje za vlnění kvantového elektromagnetického pole (Hobson, 2013). Jde o vlnění s vlnovou délkou menší než 400 nm, které částečně zasahuje do rentgenového záření. Podle biologického účinku se UV záření rozděluje na tři dílčí oblasti UV-A, UV-B a UV-C.



Obr. 1 Část spektra elektromagnetického záření od 140 nm do 800 nm. Upraveno dle www.brillen-sehhilfen.de

UV-A je v rámci UV záření dlouhovlnné a má vlnovou délku mezi 400 a 320 nm. Zhruba 90 % veškerého UV záření dopadajícího na zemský povrch je UV-A záření (Solovchenko a Merzlyak, 2008). Má nejmenší energii a je nejméně nebezpečné pro organické molekuly. Hraje důležitou roli při oxidačních procesech, avšak ve srovnání s ostatním UV zářením jsou účinky UV-A na živé organismy nejméně prozkoumané (Verdaguer a kol., 2017). V komunikaci živočichů je naopak jeho role klíčová. Proto, když bude v dalších kapitolách zmiňováno UV záření, je myšlena UV-A část záření.



Tabulka 1 Transmise UV záření ozonovou vrstvou atmosféry v závislosti na množství ozonu v různé nadmořské výšce. Zatímco UV-C záření ozonovou vrstvou neprochází a UV-B je značně redukováno, na UV-A ozonová vrstva téměř nemá vliv. Upraveno dle www.nasa.gov

UV-B je středněvlnné záření, ovšem pouze v rámci UV spektra, o vlnové délce mezi 320 a 280 nm. Pro lidi je považováno za nejvýznamnější, jelikož se podílí na tvorbě vitamínu D a opálení. Většina UV-B záření je pohlcena atmosférou. Má větší energii než UV-A a může způsobit škody na živočišných tkáních bez ochranných pigmentů. Má podíl na tvorbě zhoubných nádorů (Bencko, 1998). Pro komunikaci vážek nemá s největší pravděpodobností význam.

UV-C je krátkovlnné záření o vlnové délce kratší než 280 nm. Má nejvyšší energii a je potenciálně nejškodlivější pro živé organismy. Veškeré UV-C záření je pohlceno ozónovou vrstvou atmosféry, takže pro živočichy na Zemi nehraje roli.

Původem naprosté většiny světla na zemi je Slunce, které vyzařuje v celém spektru vlnových délek. Tudíž je i zdrojem většiny UV záření dopadajícího na povrch Země. UV záření z hvězd je zanedbatelné, a i tak většinu pohltí zemská atmosféra. Intenzita dopadajícího UV záření není všude na zemi stejná, ale roste s nadmořskou výškou a klesá se zeměpisnou šířkou (Blumthaler a kol., 1994). Navíc se mění v závislosti na mrakové pokrývce, množství partikulí ve vzduchu a podobně.

3 Historie výzkumů využití UV živočichy

V roce 1876 Sir John Lubbock experimentálně prokázal, že někteří živočichové, jako mravenci, vnímají světlo o vlnové délce nižší, než má světlo lidskému oku viditelné. Pomocí prizem rozložil bílé světlo na části spektra podle vlnové délky. Rozmístil vajíčka mravenců otročících (*Formica fusca*) po dně zatemněného boxu a pomocí jedné prizmy posvítíl na vajíčka v jedné části boxu fialovou až UV složkou světla, a pomocí druhé prizmy posvítíl na druhou část vajíček červenou až infračervenou složkou spektra. Mravenci začali vajíčka rychle přenášet pryč z UV osvětlené části boxu do tmy. Vajíček osvětlených infračerveným zářením si mravenci všímali až jako posledních. Pokus byl proveden i s mravenci jiných rodů s větším či menším zastoupením osvětlené plochy. Výsledek byl vždy stejný. Mravenci radši odnášeli vajíčka do červeně a infračerveně osvětlených částí, než by je nechali na části osvětlené UV zářením, která se nám jeví jako neviditelná (Lubbock, 1882). Během jiné série experimentů bylo zjištěno, že housenky monarchy stěhovavého (*Danaus plexippus*) UV záření neodpuzuje, ale naopak stimuluje jejich aktivitu (Mayer a Soule, 1906).

Později se objektem zájmu výzkumníků staly květy rostlin a jejich vztah s opylovačem v souvislosti UV zářením. Květy lákají opylovače, jako jsou včely a motýli, mimo jiné svými barvami. Jako barvu vnímáme část světelného spektra, která po dopadu na objekt není objektem pohlcena, ale je odražena zpět. Vědci si všimli, že u některých rostlin se stejně barevnými květy, jsou signifikantní rozdíly v preferenci opylovači. Důvodem je mnohdy UV reflektantní (odrážející UV záření) kresba, sloužící jako terč, který opylovače láká a navádí k pylu a nektaru (Lutz, 1924). Někteří pavouci lákají kořist svou kresbou na dorzální části těla, která je UV reflektantní. Pro opylovače hledající nektar a pyl, se taková kresba jeví jako součást květu, tudíž se nechají nalákat a polapit (Craig a Ebert, 1994).

V první polovině dvacátého století vyšly další práce zabývající se citlivostí živočichů na UV záření, jako Alfred Kühn zabývající se včelami (Kühn, 1924, 1927), Němci Schiemenz (1924) a Wolff (1925, podle Cronin a Bok, 2016), který zkoumal střevle. Byly objeveny kresby na křídlech motýlů, viditelné pouze v UV spektru (Lutz, 1924). Toho se hojně využívá jak hmyzem v mezidruhovém rozpoznávání blízce příbuzných, nebo sympatrických taxonů s velmi podobnou morfologií a barevným vzorem ve viditelném spektru, tak entomology, pro které je to důležitý určovací znak (Brunton a Majerus, 1995; Knüttel a Fiedler, 2000).

Předpokládalo se, že citlivost k UV je vzácná ve zvířecí říši a u terestrických obratlovců zcela chybí. To však bylo vyvráceno o skoro padesát let později, kdy byla prokázána citlivost k UV záření u kolibříků (Goldsmith, 1981). Následovaly další taxony jako plazi (Arnold a Neumeyer, 1987) a dokonce savci (Jacobs a kol., 1991).

První zmínka o vážkách (Odonata) v souvislosti s vnímáním UV záření byla v knize *The Physiology of Insecta* (Goldsmith a kol., 1974). UV reflektance, tedy odraz záření o nezměněné vlnové délce, byla u vážek popsána také v této době (Robey, 1975; Silberglied, 1979).

4 Řád Odonata

Vážky (Odonata) patří mezi nejstarší žijící okřídlený hmyz. Přepokládá se, že řád Odonata sdílí společného předka s řádem Ephemeroptera, který se oddělil od ostatních skupin okřídleného hmyzu (Riek a Kukalová-Peck, 1984). V současnosti tvoří tři podřády: Anisoptera sestávající se z 12 čeledí a zhruba 3000 druhů, Zygoptera čítající 18 čeledí a také přibližně 3000 druhů, a reliktní Anisozygoptera s pouhými třemi zástupci (Li a kol., 2012). Odhaduje se, že několik stovek druhů vážek ještě stále čeká na objevení.

Všichni zástupci řádu Odonata patří mezi predátory živící se téměř vždy živou kořistí. Larvy (nymfy) detekují kořist pomocí složených očí, či mechanoreceptorů a chytají za pomoci vysunovacího spodního pysku (labium) přeměněného na vymrštitelnou masku. Zejména větší jedinci mohou mít značný dopad na jiné menší vodní živočichy včetně jiných larev vážek ve stejném ekosystému. Dospělí jedinci (imága) detekují kořist vizuálně. Loví za letu především malý létající hmyz pomocí lapacího koše, který vytvářejí dopředu orientované končetiny (Corbet, 2004) a následně kořist rozžvýkají pomocí kusadel.

Skoro všechny nymfy žijí ve vodním prostředí. Imága s vyvinutými křídly obývají prostředí terestrické a vzdušné. Vážky postrádají stádium kukly (Corbet a Brook, 2008), patří tedy mezi hmyz s proměnou nedokonalou (Hemimetabola).

4.1 Anisoptera

Podřád Anisoptera (šídla, nebo různokřídlice) dostal své jméno kvůli odlišnému tvaru předních a zadních křídel u jeho zástupců. Zadní křídla jsou u báze rozšířená a díky tomu mohou plachtit. Obecně jsou velmi dobrými letci a dokáží tak lépe migrovat na delší vzdálenosti. Mají velké složené oči, které se dotýkají, nebo jsou od sebe jen úzce odděleny. Jak larvy, tak i dospělci patřící do tohoto podřádu, jsou spíše velké robustní formy. Larvy dýchají abdomenálními žábrami a svalnatým diafragma. Na apexu abdomenu mají larvy takzvanou anální pyramidu tvořenou pěti trnovitými výběžky (Corbet a Brooks, 2008).

4.2 Zygoptera

Do podřádu Zygoptera (motýlice, nebo stejnokřídlice) patří jedinci se stejným tvarem předních a zadních křídel. Jsou menší a štíhlejší než Anisoptera a jsou také horšími letci. Složené oči mají nápadně oddálené. Larvy jsou také štíhlé a zadeček mají opatřený třemi lupínkovitými přívěšky, které slouží jednak k dýchání jako tracheální žábry a jednak ke specifickému způsobu pohybu podobnému vlnící se rybě (Corbet a Brooks, 2008).



Obr. 2 Vážka ploská *Libellula depressa* z čeledi Libellulidae. Samička. Typický zástupce podřádu Anisoptera. Fotografie: Martin Černý
Upraveno dle: <http://www.dragonflies.cz>



Obr. 3 Šidélko kopovité *Coenagrion hastulatum* z čeledi Coenagrionidae. Sameček. Typický zástupce podřádu Zygoptera. Fotografie: Martin Černý
Upraveno dle <http://www.dragonflies.cz>

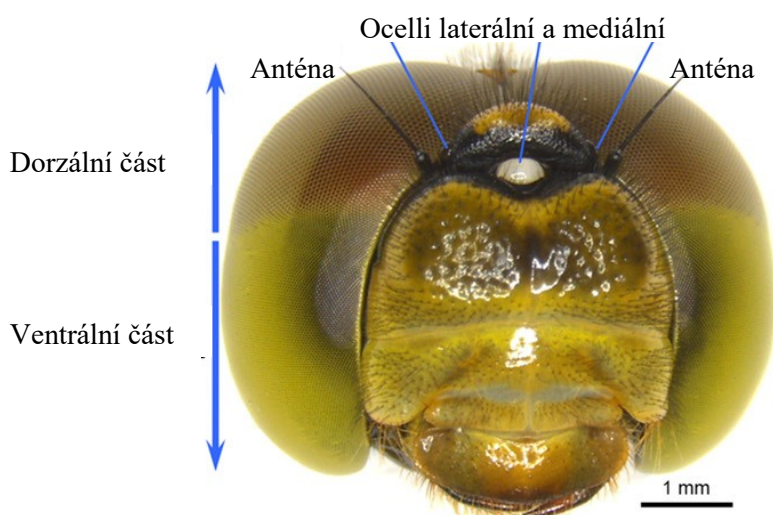
5 Senzorické schopnosti vážek

Vážky jsou převážně vizuální predátoři, a to jak larvální stádia žijící ve vodě, tak především imága obývající souš. Také vykazují značný vnitrodruhový pohlavní dimorfismus i mezidruhový polymorfismus, a to jak tvarový, tak obzvláště barevný. Zrak proto bezesporu hraje v jejich životě nepostradatelnou roli.

5.1 Složené oči a ocelli

Dospělci vážek mají jeden pár velkých složených očí, největší v rámci hmyzu, umístěný po stranách hlavy. Složené oči zprostředkovávají ostré a barevné vidění. Zorné pole vážek pokrývá téměř 360°, mohou proto vidět do všech směrů kromě toho přímo za hlavou, kde tělo a křídla vidění zabraňují. Toho se hodně využívá entomology při odchytu vážek (Corbet, 2004). Každé složené oko se skládá z jednoduchých oček zvaných ommatidia. Každé z ommatidií vnímá obraz samostatně a je trvale zaměřeno nepatrně jiným směrem tak, že jedinec nemůže ovlivnit, kam jednotlivé ommatidium zaměří. Z těchto jednotlivých obrazů pak vážka poskládá celkový obraz. Počet ommatidií je u nově narozené larvy malý, pouze kolem 170 ommatidií, avšak při každém svlékání se u krajů vytvářejí další ommatidia (Sherk, 1977, 1978a, 1978b). Složené oči dospělců jsou o poznání větší a mohou se skládat až z tisíců ommatidií, jako u různokřídlé čeledi šídlovitých (Aeshnidae), kde počet ommatidií na jedno oko může dosahovat i více než 28000 v jednom složeném oku (Corbet, 2004). Složené oči umožňují vážkám jednak vnímat pohyb a barvy námi viditelného spektra, ale také polarizované světlo (Meyer a Labhart, 1993) a ultrafialové záření (Futahashi a kol., 2015).

Složené oko vážek není symetrické. Dorzální oblast složených očí je strukturálně odlišná od ventrální oblasti. Například u japonského druhu vážky *Sympetrum frequens* jsou dorzální ommatidia větší a oranžově pigmentovaná, ventrální ommatidia jsou naopak menší s tmavě fialovou pigmentací. Tato strukturální rozdílnost přímo souvisí funkční odlišností. Podle elektroretinografických záznamů spektrální sensitivity u druhu *S. frequens* je dorzální oblast citlivá na krátkovlnné záření s píkem na vlnové délce 360 nm. Ventrální oblast je citlivá na širší rozsah vlnových délek se dvěma píky na vlnových délkách 360 nm a 520 nm. (Futahashi a kol., 2015). Asymetrii složeného oka vážek si vysvětlujeme odlišnou ekologickou adaptací dorzální a ventrální oblasti. Dorzální část oka je specializovaná na detekci kořisti proti světlému podkladu oblohy. Ventrální část je mnohem méně specializovaná a pokrývá větší část spektra, protože se musí potýkat se zářením odraženým od objektů.



Obr. 3 Frontální pohled hlavy dospělé vážky. Fotografie: Akira Ozono. Upraveno dle (Futahashi a kol., 2015)

Kromě složených očí mají všechny vážky ještě tři ocelli, jednoduchá očka na temeni hlavy, kterými vnímají rozdíl světla a tmy, jsou schopna vytvořit obraz horizontu, a tím pomáhají při orientaci (Berry a kol., 2007).

Dospělci se spoléhají především na zrak, zatímco u larev je neméně důležitá úloha chemoreceptorů a mechanoreceptorů. Sety na tykadlech a končetinách, generující nervové vzruchy, umožňují taktilní smyslové vnímání, důležité při lovu i vyhnutí se predátorům (Corbet, 2004). U dospělců slouží sety k vyhodnocení rychlosti letu (Suhling a kol., 2015). Kromě toho, přinejmenším některé vážky vnímají i chemické látky ve vzduchu (Piersanti a kol., 2014).

5.2 Percepce UV záření

Podle nedávné studie (Futahashi a kol., 2015) najdeme u vážek pozoruhodně velké množství genů pro opsiny – transmembránové proteinové receptory, které společně s chromofory retinalu mohou absorbovat světelné záření. U imág, dospělých jedinců vážek, druhu *Sympetrum frequens* z čeledi Libellulidae (vážkovití) bylo nalezeno 20 genů pro opsiny sestávajících ze čtyř nevizuálních a 16 vizuálních opsinových genů. Z vizuálních opsinových genů je jeden gen kódující opsin citlivý na UV záření o vlnové délce kolem 360 nm, pět citlivých na krátkovlnné záření a 10 citlivých na dlouhovlnné záření. Pro srovnání, my lidé máme pouze tři opsiny exprimované ve fotoreceptorech, které jsou citlivé na červenou, zelenou a modrou oblast viditelného spektra. Exprese opsinů u larvy a imága je různá. Stejně tak najdeme jiné opsiny v dorzální, ventrální oblasti složeného oka a v ocelích imága.

Tabulka 1		UV	KV	DV
Imágo	Dorzální	1	3	1
	Ventrální		1	5
	Ocelli			1
Larva (hlava)			1	3
Celkem		1	5	10

Tabulka 2 Počet genů pro opsiny citlivé na záření ultrafialové (UV), krátkovlnné (KV) a dlouhovlnné (DV). Geny byly exprimovány v dorzální a ventrální oblasti složeného oka imága vážky, v oblasti hlavy imága pojímající ocelli a v hlavě larvy vážky druhu *S. frequens*. Každý gen byl exprimován ve specifickém stádiu života vážky a specifické oblasti. Upraveno dle (Futahashi, 2016)

Gen pro UV citlivý opsin našli u všech testovaných druhů napříč celým řádem Odonata. V očích larev dochází k expresi pouze několika dlouhovlnných opsinů a jednoho krátkovlnného, jelikož žijí v jiných světelných podmínkách než dospělci, tedy ve vodním prostředí (Futahashi a kol., 2015). Dlouho bylo známo, že mnoho druhů vážek je citlivých k UV záření (Briscoe a Chittka, 2001), (Hilton, 1986), (Seki a Vogt, 1998), (Silberglied, 1979), je tedy pravděpodobné, že je UV nedílnou součástí vizuálního systému většiny, ne-li všech vážek (Harris a kol., 2011).

Skoro žádná studie nepočítá se schopností vážek vnímat různé roviny polarizace světla. Polarizované však může být i UV záření. Je známo, že se u vážek uplatňuje vnímání polarizovaného světla v navigaci a výběru lokality, avšak je možné, že je vážkami tato schopnost využívána v mnohem větší míře.

6 Zbarvení vážek

Optické schopnosti vážek v lecčem převyšují schopnosti jiného hmyzu. Naproti tomu ostatní smysly mají značně omezené. Jejich antény jsou redukované a degenerované, nemají tympanální orgán či jiné sluchové receptory, hodně omezené jsou jejich olfaktorické smysly. Práci o chemické komunikaci mezi vážkami je poskrovnu. Je proto očekávané, že pigmentace hraje u vážek významnou roli (Futahashi, 2016).

Vážky jsou pestře zbarvení tvorové. Paří mezi nejprozkoumanější skupinu hmyzu, z velké části pro atraktivnost mezi entomology kvůli svému zbarvení. Mnoho vážek dokáže měnit barvy v dospělém stádiu. Mezi hmyzem je taková schopnost neobvyklá. Ještě plně nevyvinutí samci mají často zbarvení samiček, a během vývoje dramaticky mění svůj vzhled. Zbarvení vážek může být způsobeno barvivy, chemickými látkami jako pigmenty, či biochromy. U vážek jde většinou o pigmenty inkorporované v kutikulárním materiálu, nebo situované těsně pod transparentní endokutikulou. Jiný druh zbarvení je takzvané strukturální zbarvení, které je vyvoláno fyzikálními jevy provázejícími styk světelných paprsků s povrchem organismu (Křížek, 1999).



Obr. 4 Šídlo luční *Brachytron pratense*
Příklad pigmentárního zbarvení
Fotografie: Martin Černý (www.dragonflies.cz)



Obr. 5 Vážka ploská *Libellula depressa*
Příklad purinescentního strukturálního zbarvení
Fotografie: Martin Černý (www.dragonflies.cz)



Obr. 6 Motýlice lesklá *Calopteryx splendens*
Příklad iridescentního strukturálního zbarvení
Fotografie: Martin Černý (www.dragonflies.cz)



Obr. 7 Šidélko kroužkované *Enallagma cyathigerum*
Příklad integumentárního strukturálního zbarvení
Fotografie: Martin Černý (www.dragonflies.cz)

Reflektance je schopnost odrazet záření v nezměněné podobě. UV reflektance v případě vážek je odraz záření o vlnové délce kolem 360 nm. Jde o fenomén, který byl u vážek objeven již v sedmdesátých letech (Robey, 1975), a to jako odraz od takzvaného ojínění (z angl. Pruinescence) jež je způsobeno krystalky vosku na povrchu kutikuly (Suhling a kol., 2015). V tomto případě jde též o strukturální zbarvení. Obdobné struktury byly popsány již v roce 1926 na křídlech u různokřídlice *Libellula pulchella* (Mason, 1926) a ukázaly se být UV reflektantními (Silberglied, 1979). Vosk na povrchu vážek je z větší části tvořen velmi dlouhými řetězci molekul známých jako metylketony a aldehydy. Ani jedna z těchto molekul není běžnou součástí vosků (Futahashi a kol., 2019). V tomto případě je reflektance způsobena Tyndallovým jevem, jenž je charakterizován, jako difrakce světla částicemi uspořádanými tak, že jejich vzdálenost je stejná, jako je vlnová délka dopadajícího světla (Gorb, 2009).

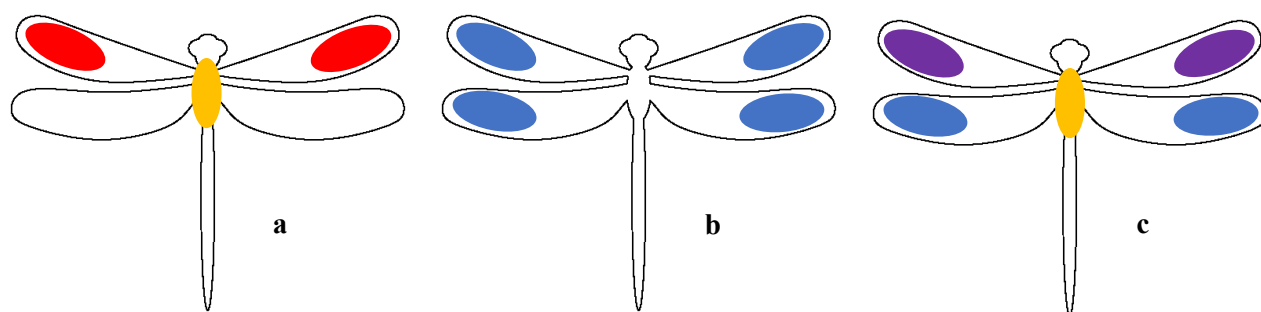
Jiný mechanismus reflektance byl popsán u stejnokřídlice *Argia fumipennis*. Zde jde o reflektanci pomocí iridiscentního zbarvení (Silberglied, 1979). Později byly iridiscentní kresby reflektující UV záření nalezeny u dalších druhů vážek, kde byla prokázána i jejich funkce jako signálu pro vnitrodruhové rozpoznávání a indikátor kvality partnera (Schultz a Fincke, 2009). Iridiscentní zbarvení je typ strukturálního zbarvení, které je způsobeno v podstatě trojím způsobem. Interakcí světla s jemnými, paralelně probíhajícími hřebínky a rýhami na hladkém povrchu, jako u broučích krovek či šupinek motýlích křídel. Interakcí světla s jemnými granuly či zakončeními jemných vlásků a tyčinek v prostředí odlišného refrakčního indexu. Interakcí světla s velmi jemnými, superimponovanými vrstvami o nestejném refrakčním indexu (Krizek, 1999). To vše poukazuje na skutečnost, že UV reflektance hraje u moha druhů vážek významnou roli v komunikaci.

Mezi strukturální zbarvení patří pro vážky specifické modré neiridiscentní zbarvení, které bylo dříve považováno za projev Tyndallova jevu. Tento předpoklad se ovšem ukázal být mylný. Pomocí spektrofotometrie a transmisní elektronové mikroskopie bylo zjištěno, že v případě vážek jde o jiný typ strukturálního zbarvení. Jedná se o zbarvení integumentární, produkované rozptylem koherentního záření nano strukturami uvnitř pigmentových buněk (Prum a kol., 2004).

Fenoménem podobným reflektanci je fluorescence, kde je záření objektem pohlceno, a následně vyzářeno v jiné vlnové délce. Mnoho živočichů vykazuje UV fluorescenci. Štíři jsou notoricky známí tím, že po osvětlení UV světlem viditelně září. Tento jev se však u vážek nevyskytuje a není předmětem zkoumání této práce.

K existenci jakéhokoli vzoru je nutný kontrast. V tomto případě jde o kontrast mezi strukturami, které odráží ultrafialové záření, takzvané struktury UV reflektantní, a strukturami které ho pohlcují, struktury UV absorbující. U vážek je tento kontrast zprostředkován jednak absorpcí UV povrchem těla a křídel, a zároveň absorpcí UV podkladem, na kterém se vyskytují, tedy vegetací či půdou.

Mnohé UV reflektantní vzory kopírují ty pro nás barevné. Nesmíme však zapomínat, že vidění vážek v sobě kombinuje jak UV, které vidí jako jednu z barev spektra, tak i záření o jiných vlnových délkách. Tudíž UV vzory můžeme posuzovat jak samostatně, ale také mnohdy jako jednu část spektra, která kombinací s jinými částmi ve viditelném spektru dává konkrétní barvu.



Obr. 8 Schematické zobrazení zbarvení vážky ve viditelné části spektra (**a**); v UV části spektra (**b**); a kombinace simulující předpokládaný zrak vážky (**c**).

7 Využití UV vážkami

7.1 Navigace

Vážky mají různou hustotu UV receptorů na dorzální a ventrální části složeného oka. Tyto receptory jsou zároveň schopné vnímat polarizované světlo. Horizontálně polarizované světlo je odraženo od vodní hladiny. Většina hmyzu, jehož larvy se vyvíjí ve vodním prostředí, je schopna vnímat polarizaci světla a je přitahována právě k horizontálně polarizovanému světlu. Tento fenomén se nazývá pozitivní polarotaxe (Corbet, 2004). Oči vodního hmyzu jsou schopny vnímat polarizované záření jak ve viditelné, tak i v ultrafialové oblasti spektra.

Horizontálně polarizované sluneční světlo odražené od lesklého povrchu, jako je plastová fólie, skleněný panel, olejová skvrna, mokrá asfalt, či plech automobilu, může u samic vážek spustit pokus o kladení vajíček na tento povrch (Kral, 2016). Takové záření, s výrazným podílem UV záření, slouží jako nadnormální spouštěč chování, kdy vážky v domněnku, že našly vodní plochu ke kladení vajíček, neberou v potaz žádné jiné podněty. Dříve však takových stimulantů bylo mnohem méně. Vážky tak měly velice výhodnou navigační strategii.

Vážky mají odlišné preference na kvalitu vody pro kladení vajíček – ovipozici. Některé mají nároky značně specifické, jiné jsou v tomto ohledu generalisté. Díky schopnosti vnímat polarizované světlo včetně polarizovaného UV záření dokáží vážky rozlišit takzvané tmavé vody, jako jsou rašeliniště a rybníky s tmavým substrátem, a světlé vody reprezentované rybníky ve šterkovištích (Bernáth a kol., 2002).

7.2 Krypse

UV zbarvení hraje významnou roli v interakci kořisti a predátora. Někteří ptáci živící se hmyzem spoléhají při lovu na senzorické schopnosti včetně UV percepce, někdy dokonce preferují UV reflektující kořist (Lyytinen a kol., 2004). Selektce k absenci UV reflektance je tak očekávaná. Tato skutečnost může vysvětlovat fenomén sexuálního dimorfismu, kdy samci spousty druhů vážek mají výrazné UV reflektantní vzory, zatímco samicím často chybí. Ve zvířecí říši jsou to většinou samice, které mají kryptické zbarvení kvůli přežití potomstva. Nicméně by takové vysvětlení platilo pouze pro některé druhy vážek. U jiných druhů najdeme

bud' srovnatelné UV reflektantní vzory, či úplně opačný fenomén, kdy je samice zabarvena v UV víc než samec. Zároveň ne zcela dospělá stadia vážek, ať už jde o samce či samici, jsou většinou zbarvena krypticky do hněda, šediva, či bledě zeleně, s křídly mnohdy průhlednými. Nemají žádné výrazné UV reflektantní vzory. Riziku predace kvůli UV reflektanci se tak vystavují až ve zcela pohlavně zralém instaru.

Vodní hladina je silně UV reflektantní podklad. Pro mnohé vážky je tak modré ožínění, jaké má samec vážky ploské *Libellula depressa*, jistou formou kryptise před ptáky lovcími nad hladinou vod (Corbet a Brooks, 2008). Toto purinescentní zbarvení je mnohdy také UV reflektantní. Většinou jsou však takto zbarvení pouze samci, i když jsou to samice, které se vystavují predátorům během ovipozici. Je tedy pravděpodobné, že zde UV reflektance neplní kryptickou funkci.

7.3 Termoregulace

Termoregulace je velice důležitým faktorem, který se uplatňuje v evoluční selekci. Reflektanci a absorpci záření živočichové i rostliny velmi dobře regulují svou teplotu, avšak ultrafialové záření nemá žádný termální efekt. Jde tedy spíše o reflektanci a absorpci záření o větší vlnové délce, kdy UV reflektance či absorpce je pouze podružná. Je známo že vážky řeší termoregulaci behaviorálně nebo tmavým zbarvením proximální části křídel (Corbet, 2004). O UV reflektanci v této části křídel však nepojednává žádná práce.

7.4 Ochrana proti UV záření

Mnoho druhů vážek vyhledává pro rozmnožování slunná stanoviště. Samci vážky bělořitné (*Orthetrum albistylum*) brání svá teritoria u vodních ploch, kde čekají na samičky. Ke kopulaci dochází na přilehlé vegetaci, obvykle na osluněném místě. Při kopulaci je po delší dobu exponovaná slunečnímu záření jak dorzální část abdomenu samce, tak ventrální část abdomenu samice. Právě dorzální část abdomenu samce a ventrální část abdomenu samice pokrývá jemná vosková vrstva, bílá ve viditelné části spektra a silně reflektantní v UV. Naopak samičky duhu *Orthetrum melania* nemají na ventrální části abdomenu žádný vosk a neodráží UV. U tohoto druhu však dochází ke kopulaci na stinných stanovištích. To může znamenat, že jednou z funkcí UV reflektantního zbarvení ventrálního abdomenu samiček je ochrana ovarií proti ničivým

účinkům UV záření (Futahashi a kol., 2019). UV reflektantní zbarvení abdomenu však nenajdeme u všech vážek slunných stanovišť, takže taková hypotéza nemusí vždy odpovídat pravdě.

7.5 Interspecifická komunikace

Některé vážky rodu *Sympetrum* jsou si velmi podobné, avšak v UV u nich najdeme značnou variabilitu zbarvení křídel (Frantsevich a Mokrushov, 1984). Role takové variability nebyla zkoumána, avšak dá se předpokládat, že jde o způsob rozpoznávání na druhové úrovni.

Obdobný jev nalezneme u motýlů rodů *Eurema*, *Colias* a *Phoebis* (čeleď Pieridae – Běláskovití), kde jsou jednotlivé druhy velmi podobné, avšak v UV je u samců velká, pro nás skrytá, diverzita ve zbarvení křídel. Samice některých druhů těchto rodů (například *Colias eurytheme*) akceptují pouze samce s UV reflektantní kresbou, která je druhově specifická (Silberglied, 1979). UV zbarvení tak může sloužit jako reprodukční izolační mechanismus. Vážky nejsou z hlediska UV reflektance zdaleka tak dobře prozkoumanou skupinou, jako jsou motýli. Právě to by ale mohl být určující faktor alespoň u některých podobně vypadajících druhů sdílejících stejné území.

Zajímavý fenomén ukazují druhy *Crocothemis servilia* a *Lyriothemis pachygastra* z čeledi Libellulidae – vážkovití. Samice těchto druhů mají velmi podobné zbarvení. Zároveň oba druhy sdílí geografické rozpořádání. Byly pozorovány takzvané tandemy, kdy sameček chytí samičku za hlavu pomocí klíšťovitých přívěšků na konci svého zadečku, mezi samečkem *C. servilia* a samičkou *L. pachygastra*. Obdobný tandem byl pozorován i mezi samičkou *C. servilia* a samečkem *L. pachygastra* (Futahashi, 2016). Přítomnost UV reflektantních struktur u těchto druhů není známa, avšak dá se předpokládat, že jsou samičky obou druhů velmi podobně zbarvené i v UV spektru.

7.6 Intraspecifická komunikace

U řady druhů napříč celým řádem Odonata najdeme pohlavní dimorfismus ve velikosti, či barevných vzorech ve viditelném spektru (Dolný a kol., 2016). To samé platí i v UV spektru (Harris a kol., 2011). U druhů, které jsou barevně odlišné ve viditelném spektru, je pravděpodobné, že se budou lišit i v UV, jelikož mnoho struktur jeví se barevně v nám

viditelném světle, zároveň odráží záření v UV spektru. Na druhou stranu existují i UV reflektantní vzory, které jsou viditelné pouze v UV spektru. Zde přicházejí na řadu druhy, kde je sexuální dimorfismus skoro nezřetelný, ale v UV, jako u druhu *Gomphus hodgesi* z čeledi Gomphidae (klínatkovití), jsou vidět značné rozdíly (Hilton, 1986).

Jedním z vysvětlení pro vytváření UV reflektantních vzorů je snadnější rozpoznávání konspecifických partnerů. Pro samce je důležité poznat samici a ujistit se o její připravenosti k rozmnožování. Samice zase musí vybrat vhodného samce a rozhodnout, jestli ho přijme, či odmítne (Corbet, 2004). U většiny vážek probíhá pohlavní rozpoznávání alespoň z počátku na základě vizuálních znaků včetně odrazu UV záření.

7.6.1 Interakce samce a samice

Samci motýlů *Hypolimnas bolina* z čeledi babočkovitých (Nymphalidae) mají na křídlech výrazné bílé skvrny silně odrážející UV záření. Při nalezení vhodné samice samci mění frekvenci kmitu křídel a maximalizují dobu, po kterou je dorzální část křídel odrážející UV viditelná pro samice. Toto chování má za následek stimulaci připravenosti samice k páření a zároveň stimulaci k interakci se samcem, kdy se oba snaží nalézt vhodnou pozici pro kopulaci. Je prokázáno, že UV reflektance zde má důležitou roli (Kral, 2016).

Obdobné epigamní chování nalezneme u spousty vážek. U severoamerické motýlice *Mnesarete pudica* jsou křídla dospělých samců zbarvena zářivě červenou barvou. Dospělé samice tohoto druhu mají mdlou hnědou pigmentaci. Juvenilní stádia disponují různorodě zbarvenými křídly od téměř průhledné do kouřově černé barvy. V ultrafialové části spektra vykazují nápadný pohlavní dimorfismus zejména UV reflektancí na křídlech. Teritoriální samci hlídkují svá území a svádí dlouhá klání s jinými samci, předvádějíc přitom svá křídla. Když teritorium navštíví samice, snaží se ji samec zaujmout hlídkovým letem. Když je samice samcem zaujata a neodlétá, zahájí samec let námluvní, kdy se vznáší kolem. Následně se samec usadí v blízkosti samice a provádí křížový projev, kdy samici ukazuje křídla a pohupuje se ze strany na stranu (Guillermo-Ferreira a Bispo, 2012). Při aplikaci UV bloku na křídla samce či samice ukazují oba neutrální odezvu. Stejně tak při setkání s juvenilním jedincem, který nemá výrazné UV reflektantní zbarvení křídel, o něj protějšek nejeví zájem (Guillermo-Ferreira a kol., 2014). To naznačuje, že UV hraje roli při intraspecifickém rozpoznávání a epigamním chování alespoň některých druhů vážek.

V diplomové práci Dubcové (2017) vyšlo signifikantně, že samci vážek druhu *Cordulegaster boltonii* (páskovec kroužkovaný) interagují méně s usmrčenou samicí ošetřenou UV blokujícím činidlem než s neošetřenou usmrčenou samicí. To také potvrzuje důležitost UV pro rozpoznávání vážek.

7.6.2 Interakce mezi samci

Byla prokázána korelace mezi intenzitou UV zbarvení jedince a úspěšností páření, či stářím jedince (Guillermo-Ferreira a kol., 2014), (Schultz a Fincke, 2009) avšak pouze u teritoriálních druhů. Je tedy pravděpodobné, že se parametr intenzity UV kresby uplatňuje hlavně mezi samci stejného druhu v bojích o teritorium a samice.

U teritoriálních druhů vážek je pro samce velice důležité nejen poznat samici svého druhu, ale také poznat a odehnat případného konkurenta, samce stejného druhu. Samec druhu *Chlorocypha glauca* při konfrontaci se svým sokem stáčí zadeček kolmo k zemi, aby ukázal pestře zbarvenou dorzální stranu. Kdyžto samci jiných druhů, jako *Chlorocypha trifaria* či *Plathemis lydia* naopak kadeček zvedají, aby předvedli své zbarvení (Corbet, 2004). Při těchto konfrontacích se s největší pravděpodobností uplatňuje UV reflektance.

V současné době je vypracována pouze jediná studie dokazující, že UV reflektance má u bezobratlých signifikantní vliv na výsledek souboje mezi samci. Jedná se o práci vědkyní Oly. M. Fincke a Mingzi Xu z univerzity v Oklahomě. Výzkumným subjektem byla teritoriální různokřídlice *Megaloprepus caerulatus* ze Střední a Jižní Ameriky. Jedná se o motýlici s největším rozpětím křídel ze všech žijících zástupců Odonata, až 19 centimetrů. Obývá vlhké lesní biotopy, kde se živí pavouky, které vytrhává ze sítí. K rozmnožování vyhledává takzvané fytotelmy, otvory ve stromech naplněné vodou. Fytotelmy mohou být různě velké od přibližně jednoho litru až po některé pojímající přes 50 litrů vody. Samečkové jsou teritoriální a brání fytotelmy před ostatními samečky, zatímco samičky taková teritoria vyhledávají pro ovipozici. Jedno teritorium je vždy bráněno jedním samcem, ale může pojímat potomky od více samic. Samice vykazují takzvaný pasivní výběr, kdy si nevybírají konkrétního samce, ale nejvhodnější teritorium. Samice preferují velké otvory ve stromech, protože velikost fytotelmy souvisí s množstvím potravy a následně s rychlostí růstu larev a jejich velikostí. Velikost teritoria pozitivně koreluje s velikostí samce, která se nepřímou stává samicemi preferovaným fenotypem. Tento druh vykazuje pohlavní dimorfismus v pigmentaci křídel. Obě pohlaví disponují iridiscentními modrými pruhy na distální části křídel. Samci mají navíc bílé pruhy

blíže k tělu, zatímco samice mají bílé špičky křídel. Jak iridiscentní modré, tak bílé kresby na křídlech patří k strukturálnímu zbarvení. Bílé pruhy a špičky jsou navíc silně UV reflektantní. Velikost samce pozitivně koreluje s poměrem velikosti bílého pruhu ku křídlu. Velikost bílého pruhu tak má všechny předpoklady být určujícím faktorem při střetu dvou samců (Xu a Fincke, 2015).

Během experimentu byly testovány dvě hypotézy. Jednak, že velikost bílých pruhů na křídlech samců je rozhodující při soubojích o teritorium hlavně díky UV reflektanci. Dále že UV reflektance bílých špiček na křídlech samic je neoddelitelnou součástí signálu pohlavní identity, a využívá se v rozpoznávání teritoriálními samci. Samcům i samicím byly upraveny bílé části křídel tak, že se výrazně redukovala schopnost odrážet UV záření. Druhá hypotéza se sice nepotvrdila, avšak první se ukázala být pravdivou. Samci projevovali agonistické chování k neošetřeným samcům. O samce, ošetřené UV absorbujícím činidlem, nejevili jiní samci zdaleka takový zájem. Zároveň byl výsledek střetu rozhodnut právě na základě poměru velikosti UV reflektantní části křídla ku celkové velikosti křídla. Až při experimentech na konci sezóny, byla role UV reflektantních pruhů minimalizována. Mezi samicemi ošetřenými a neošetřenými UV pohlcujícím činidlem nebyl rozdíl při konfrontaci se samcem (Xu a Fincke, 2015).

Z toho vyplývá nejen to, že UV hraje roli v rozpoznávání konspecifických samců, ale také to že má zásadní vliv na výsledek souboje o teritorium.

8 Závěr

Přes to, že jsou vážky jednou z nejvíce prozkoumaných skupin hmyzu, je práci o významu UV záření pro vážky velmi málo. Souvisí to s tím, že některé klíčové práce o senzorických schopnostech vážek a o variabilitě jejich zbarvení v UV, vyšly teprve nedávno. Mnoho behaviorálních studií vážek zcela opomíjelo vliv UV záření na výsledek experimentu. Jak se ukazuje, existují přímé důkazy o inkorporaci UV do chování vážek. Některé ustálené hypotézy tak bude nejspíše třeba přehodnotit.

Tato práce podává aktuální, a celkem ucelený pohled na problematiku využití UV vážkami. Nelze však zcela jistě stanovit hlavní funkce, které UV plní, právě kvůli nedostatku relevantních zdrojů. Je zřejmé, že schopnost vnímat UV se uplatňuje při interspecifickém a intraspecifickém rozpoznávání. Alespoň některé druhy teritoriálních vážek mají pohlavně zralé instary samců se silně UV reflektantním zbarvením dorzální části abdomenu a části křídel. Bez této mnohdy druhově specifické reflektance nejsou jinými samci považováni za hrozbu. Jiné aspekty UV percepce a reflektance nejsou moc dobře prozkoumány. Vliv na interspecifickou komunikaci je neznámý. Také uplatnění UV v navigaci je sice možné, avšak není prokázané. Co se týče funkce UV reflektantního zbarvení jako ochrany proti UV záření, jde o vcelku logické vysvětlení, avšak se dostáváme do roviny spekulací. Stejně tak absence UV reflektantního zbarvení u ranných vývojových fází, nebo u samic, může, ale nemusí znamenat funkci kryptickou.

Je nesporné, že vážky mají pozoruhodné vizuální schopnosti, jejichž nedílnou součástí je i percepce záření v UV části spektra. Nabízí se tedy možnost dívat se na vážky nejen pohledem člověka, ale i v UV. Již existují projekty fotografování v UV. Jsou ale širěji zaměřené jak na rozličnou faunu, tak i na flóru. UV fotografie vážek jsou zatím značně omezené na pár druhů. Při manipulaci či usmrcení totiž vážky velmi rychle ztrácejí své zbarvení. Fotografování v UV je tak poměrně komplikovaný proces, protože se vážky musí fotografovat v terénu krátce po odchytu.

Ve své diplomové práci bych se rád zaměřil na UV reflektantní struktury na těle a křídlech vážek. V první části výzkumu bych získával data o výskytu těchto struktur fotografováním vážek v UV části spektra. Ve druhé části bych se rád zaměřil na jeden vybraný druh, který by měl předpoklady k uplatnění UV reflektance v interspecifické a intraspecifické komunikaci a v terénu bych ověřoval, do jaké míry je role UV u tohoto druhu důležitá.

9 Seznam literatury

- Arnold, K., Neumeyer, C., 1987. Wavelength discrimination in the turtle *Pseudemys scripta elegans*. *Vision Res.* 27, 1501-1511.
- Bencko, V., 1998. Hygiena: učební texty k seminářům a praktickým cvičením. Karolinum, Praha, ps. 204.
- Bernáth, B., Szedenics, G., Wildermuth, H., Horváth, G., 2002. How can dragonflies discern bright and dark waters from a distance? The degree of polarisation of reflected light as a possible cue for dragonfly habitat selection. *Freshwater Biology* 47, 1707–1719.
- Berry, R. P., Stange, G., Warrant, E. J., 2007. Form vision in the insect dorsal ocelli: An anatomical and optical analysis of the dragonfly median ocellus. *Vision Research* 47, 1394–1409.
- Blumthaler, M., Webb, A. R., Seckmeyer, G., Bais, A. F., Huber, M., Mayer, B., 1994. Simultaneous spectroradiometry: a study of solar UV irradiance at two altitudes. *Geophysical Research Letters* 21, 2805–2808.
- Briscoe, A. D., Chittka, L., 2001. The evolution of colour vision in insects. *Annual Reviews in Entomology*, 46, 471–510.
- Brunton, C. F. A., Majerus, M. E. N., 1995. Ultraviolet colours in butterflies: intra- or inter-specific communication? *Proceedings of the Royal Society of London B*, 260, 199–204.
- Bybee, S. M., Johnson, K.K., Gering, E. J., Whiting, M. F., Crandall, K. A., 2012. All the better to see you with: a review of odonate color vision with transcriptomic insight into the odonate eye. *Organisms Diversity & Evolution* 12, 241–250.
- Corbet, P. S., 2004. *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Essex, ps. 829.
- Corbet, P.S., Brooks S., 2008. *Dragonflies*. Collins, London, ps.480.
- Craig, C. L., Ebert K., 1994. Colour and Pattern in Predator–Prey Interactions: The Bright Body Colours and Patterns of a Tropical Orb-Spinning Spider Attract Flower-Seeking Prey. *Functional Ecology* 8, 616–620.
- Cronin, T. W., Bok, M. J., 2016. Photoreception and vision in the ultraviolet. *J. Exp. Biol.* 219, 2790–2801.
- Dolný, A., Harabiš, F., Bárta, D., 2016. *Vážky (Insecta: Odonata) České republiky*. Academia, Praha, ps. 344.
- Dubcová, D., 2017. Reprodukční chování samců páskovce kroužkovaného (*Cordulegaster boltonii*). Praha Diplomová práce. Univerzita Karlova. Přírodovědecká fakulta. Katedra ekologie.
- Frantsevich, L. I., Mokrushov, P. A., 1984. Visual stimuli releasing attack of a territorial male in *Sympetrum* (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 13, 335–350

- Futahashi, R., 2016. Color vision and color formation in dragonflies. *Current Opinion in Insect Science, Global change biology * Molecular physiology* 17, 32–39.
- Futahashi, R., Kawahara-Miki, R., Kinoshita, M., Yoshitake, K., Yajima, S., Arikawa, K., Fukatsu, T., 2015. Extraordinary diversity of visual opsin genes in dragonflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112, 1247–1256.
- Futahashi, R., Yamahama, Y., Kawaguchi, M., Mori, N., Ishii, D., Okude, G., Hirai, Y., Kawahara-Miki, R., Yoshitake, K., Yajima, S., Hariyama, T., Fukatsu, T., 2019. Molecular basis of wax-based color change and UV reflection in dragonflies. *eLife* 8, e43045.
- Goldsmith, T. H., 1981. Hummingbirds see near ultraviolet light. *Science* 207, 786–788.
- Goldsmith, T. H., Bernard G. D., 1974. The visual system of insects. In *The Physiology of Insecta*, 2nd ed., 2:24-1-246 (Rockstein, M., ed.). Academic Press, New York, ps. 528.
- Guillermo-Ferreira, R., Bispo, P.C., 2012. Male and female interactions during courtship of the Neotropical damselfly *Mnesarete pudica* (Odonata: Calopterygidae). *acta ethologica* 15, 173–178.
- Guillermo-Ferreira, R., Therézio, E. M., Gehlen, M. H., Bispo, P. C., Marletta, A., 2014. The Role of Wing Pigmentation, UV and Fluorescence as Signals in a Neotropical Damselfly. *J Insect Behav* 27, 67–80.
- Gorb, S. N. (Ed.), 2009. Functional surfaces in biology: little structures with big effects (Vol. 1). Springer Science & Business Media, Doetinchem, ps. 381.
- Harris, W. E., Forman, D. W., Battell, R. D., Battell, M. T. R., Nelson, A. K., Brain, P. F., 2011. Odonata colour: more than meets the eye? *International Journal of Odonatology* 14, 281–289.
- Hilton, D. F. J., 1986. A survey of some Odonata for ultraviolet patterns. *Odonatologica* 15, 335–345.
- Hobson, A., 2013. There are no particles, there are only fields. *American Journal of Physics* 81, 211–223.
- Jacobs, G. H., Neitz, J., Deegan, J. F. II., 1991. Retinal receptors in rodents maximally sensitive to ultraviolet light. *Nature* 353, 655–656.
- Knüttel, H., Fiedler, K., 2000. On the use of ultraviolet photography and ultraviolet wing patterns in butterfly morphology and taxonomy. *Journal of the Lepidopterist's Society* 54, 137–144.
- Kral, K., 2016. Implications of insect responses to supernormal visual releasing stimuli in intersexual communication and flower-visiting behaviour: A review. *EJE* 113, 429–437.
- Krizek, G. O., Zlaté zbarvení u hmyzu a některé příbuzné jevy. *Vesmír: časopis pro šíření vědy přírodní, země a národopisné* 78, 98–100.
- Kühn, A., 1924. Zum Nachweis des Farbenunterscheidungsvermögens der Bienen. *Naturwissenschaften* 12, 116–118.

- Kühn, A., 1927. Über den Farbensinn der Bienen. *Z. Vergl. Physiol.* 5, 762-800.
- Li, J. K., Nel, A., Zhang, X. P., Fleck, G., Gao, M. X., Lin, L., Zhou, J., 2012. A third species of the relict family Epiophlebiidae discovered in China (Odonata: Epiproctophora). *Systematic Entomology* 37, 408–412.
- Losey, G. S., Cronin, T. W., Goldsmith, T. H., Hyde, D., Marshall, N. J., McFarland, W. N., 1999. The UV visual world of fishes: a review. *Journal of Fish Biology* 54, 921–943.
- Lubbock, J., 1882. *Ants, Bees and Wasps: A Record of Observations on the Habits of the Social Hymenoptera*. D. Appleton & Co., New York, ps. 542.
- Lutz, F. E., 1924. Apparently non-selective characters and combinations of characters, including a study of ultraviolet in relation to the flower-visiting habits of insects. *Annals of the New York Academy of Sciences* 29, 181–283.
- Lutz, F. E., 1933. “Invisible” colors of flowers and butterflies. *Natural History* 33, 565–567.
- Lyytinen, A., Mappes, J., Lindström, L., 2004. Ultraviolet reflection and predation risk in diurnal and nocturnal Lepidoptera. *Behavioral Ecology* 15, 982–987.
- Mason, C. W., 1926. Structural colors in insects. I. *The Journal of Physical Chemistry* 30, 383–395.
- Mazokhin-Porshnyakov, G. A., 1969. *Insect vision*. Plenum Press, New York, ps. 306
- Mayer, A. G., Soule, C. G. 1906. Some reactions of caterpillars and moths. *Journal of Experimental Zoology* 3, 415–433.
- Meyer, E. P., Labhart, T., 1993. Morphological specializations of dorsal rim ommatidia in the compound eye of dragonflies and damselflies (Odonata). *Cell and Tissue Research* 272, 17–22.
- Piersanti, S., Frati, F., Conti, E., Gaino, E., Rebora, M., Salerno, G., 2014. First evidence of the use of olfaction in Odonata behaviour. *Journal of Insect Physiology* 62, 26–31.
- Pope, R. D., Hinton, H. E., 1977. A preliminary survey of ultraviolet reflectance in beetles. *Biological Journal of the Linnean Society* 9, 331-348
- Prum, R. O., Cole, J. A., Torres, R. H., 2004. Blue integumentary structural colours in dragonflies (Odonata) are not produced by incoherent Tyndall scattering. *J. Exp. Biol.* 207, 3999–4009.
- Riek, E. F., Kukalová-Peck, J., 1984. A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. *Can. J. Zool.* 62, 1150–1166.
- Robey, C. W., 1975. Observations on Breeding Behavior of *Pachydiplax longipennis* (Odonata: Libellulidae). *Psyche: A Journal of Entomology* 82, 89-96.
- Schiemenz, F., 1924. Über den Farbensinn der Fische. *Z. Vergl. Physiol.* 1, 175-220.
- Schultz, T., Fincke, O., 2009. Structural colours create a flashing cue for sexual recognition and male quality in a Neotropical giant damselfly. *Functional Ecology* 23, 724–732.

- Seki, T., Vogt, K., 1998. Evolutionary aspects of the diversity of visual pigment chromophores in the class Insecta. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 119, 53–64.
- Sherk, T. E., 1977. Development of the compound eyes of dragonflies (Odonata). I. Larval compound eyes. *Journal of Experimental Zoology* 201, 391–416.
- Sherk, T. E., 1978a. Development of the compound eyes of dragonflies (Odonata). II. Development of the larval compound eyes. *Journal of Experimental Zoology* 203, 47–59.
- Sherk, T. E., 1978b. Development of the compound eyes of dragonflies (Odonata). III. Adult compound eyes. *Journal of Experimental Zoology* 203, 61–79.
- Silberglied, R. E., 1979. Communication in the Ultraviolet. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10, 373–398.
- Solovchenko, A. E., Merzlyak, M. N., 2008. Screening of visible and UV radiation as a photoprotective mechanism in plants. *Fiziologiya Rastanii* 55, 803–822.
- Stoeck, A. M., McGraw, K. J., 2001. Ultraviolet reflectance of color patches in male *Sceloporus undulatus* and *Anolis carolinensis*. *Journal of Herpetology* 35, 168–171.
- Suhling, F., Sahlén, G., Gorb, S., Kalkman, V. J., Dijkstra, K. D. B., van Tol, J., 2015. Chapter 35 - Order Odonata, in: Thorp, J. H., Rogers, D. C. (Eds.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (Fourth Edition)*. Academic Press, Boston, ps. 1148.
- Verdaguer, D., Jansen, M. A. K., Llorens, L., Morales, L. O., Neugart, S., 2017. UV-A radiation effects on higher plants: Exploring the known unknown. *Plant Sci.* 255, 72–81.
- ***Wolff, H., 1925. Das Farbenunterscheidungsvermögen der Ellritze. *Z. Vergl. Physiol.* 3, 279–329.
- Wright, A. A., 1972. The influence of ultraviolet radiation on the pigeon's color discrimination. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 17, 325–337.
- Xu, M., Fincke, O. M., 2015. Ultraviolet wing signal affects territorial contest outcome in a sexually dimorphic damselfly. *Animal Behaviour* 101, 67–74.
- *** – sekundární citace